

Tartu Ülikool

Loodus- ja täppisteaduste valdkond

Ökoloogia ja maateaduste instituut

Botaanika osakond

Ilona Tamm

**Mulla- ja õhuniiskuse muutuste mõju arukase (*Betula pendula* Roth)  
lehtede veepotentsiaali päevasele dünaamikale**

Bakalaureusetöö (12 EAP)

Juhendaja: professor Arne Sellin

Tartu 2022

## **Infoleht**

### **Mulla- ja õhuniiskuse muutuste mõju arukase (*Betula pendula* Roth) lehtede veepotentsiaali päevasele dünaamikale**

Eesti kliima muutub ennustuste kohaselt soojemaks ja niiskemaks, kuid ekstreemsete ilmastikuolude esinemise sagedus suureneb. Sellega kaasnevad ka muutused taimede veestaatuses. Käesolev töö uurib, kuidas mõjutab suurem õhu- ja mullaniiskus arukase lehtede veepotentsiaali ja millised keskkonnafaktorid lehe veestaatust kõige rohkem mõjutavad. Välitööd viidi läbi Kastre vallas FAHMi välikatsealal 2021. aasta suvel. Tulemustest selgus, et niisutustöötlustel ei olnud olulist mõju arukase lehtede veepotentsiaalile. Kõige olulisem keskkonnategur, mis lehe veepotentsiaali päevast käiku mõjutas, oli valguse intensiivsus. Varasemalt on FAHMi katsetes leitud, et suurenenud niiskuse tase vähendab veevoolu taimes, kuid arukased on võimelised kohanema muutuvate tingimustega.

Märksõnad: arukask, kliimamuutused, lehe veepotentsiaal, mullaniiskus, õhuniiskus

CERCS kood: B270 Taimeökoloogia

### **Effect of changes in soil and air humidity on daily dynamics of leaf water potential in silver birch (*Betula pendula* Roth)**

Estonian climate is predicted to become warmer and wetter, but the frequency of extreme weather events is increasing. As a consequence of these climate trends, changes probably occur also in the water status of forest trees. The present work investigates how increased air and soil humidity affects the leaf water potential of silver birch and which environmental factors have the strongest impact on leaf water status. Fieldwork was carried out at the FAHM experimental area located in Kastre Parish in the summer of 2021. The results showed that the humidity treatments did not have a significant effect on leaf water potential of silver birch. The most important environmental factor that affected the leaf water potential was light intensity. Formerly, FAHM experiments have found that increased air humidity reduces the sap flux density in trees, but silver birch is able to acclimate to changing conditions.

Keywords: atmospheric humidity, climate change, leaf water potential, silver birch, soil moisture

CERCS Code: B270 Plant ecology

## Sisukord

1. Sissejuhatus.....	4
2. Kirjanduse ülevaade.....	5
2.1 Veepotentsiaali biofüüsikaline sisu.....	5
2.2 Veepotentsiaal süsteemis muld-taim-atmosfäär .....	5
2.3 Lehe veepotentsiaali ööpäevane dünaamika ja seda mõjutavad tegurid.....	6
2.3.1 Taimesised faktorid veepotentsiaali regulatsioonis .....	7
2.3.2 Keskkonnaparameetrid.....	8
2.4 Lehe veepotentsiaali ökofüsioloogiline tähtsus .....	10
2.5 Kliimamuutuste regionaalne eripära .....	12
2.6 Töö eesmärgid.....	13
3. Materjal ja meetodika .....	14
3.1 FAHMi katseala kirjeldus .....	14
3.2 Lehe veepotentsiaali mõõtmine .....	14
3.3 Keskkonnaparameetrite mõõtmine .....	15
3.4 Andmeanalüüs.....	15
4. Tulemused ja arutelu.....	17
4.1 Keskkonnaparameetrite varieeruvus .....	17
4.2 Õhu- ja mullaniisutuse mõju lehe veepotentsiaalile .....	19
4.3 Keskkonnaparameetrite mõju lehe veepotentsiaalile .....	22
4.4 Kuidas tuleviku kliima võiks mõjutada lehtpuude veestaatus? .....	25
5. Kokkuvõte.....	27
6. Summary .....	28
Tänuavaldused .....	29
Kasutatud kirjandus .....	30

## 1. Sissejuhatus

Veepotentsiaal on mingis keskkonnas oleva vee potentsiaalne energia (vabaenergia) võrrelduna puhta veega. Veepotentsiaal annab võimaluse hinnata ja võrrelda erinevate keskkondade veestaatust, mis kirjeldab vee liikumist, kättesaadavust ja taimede puhul kudede veega varustatust (Lambers *et al.*, 2008). Lehe veepotentsiaal sõltub nii liigilistest iseärasustest, nt õhulõhede omadustest, kui ka keskkonnatingimustest, eelkõige vee kättesaadavusest mullast ja õhu niiskusesisaldusest. Veepotentsiaali muutuste tõttu käivituvad taimes füsioloogilised protsessid, mis aitavad ebasoodsates oludes toime tulla ja ellu jääda (Sperry *et al.*, 2002). Eesti piirkonda ennustatakse tulevikus senisest soojemat ja niiskemat kliimat, kuid äärmuslike ilmastikunähtude (nt põuad, paduvihmad) esinemise tõenäosus suureneb suureneb (Russak, 2009; Jaagus & Mändla, 2014; Luhamaa *et al.*, 2015).

Bakalaureusetöö eesmärk on kirjeldada arukase (*Betula pendula* Roth) lehtede veepotentsiaali ööpäevast dünaamikat FAHMi eksperimendi erinevates töötlustes ja siduda saadud tulemused kliimamuutustega. Minu uurimisküsimusteks on: (1) kas suurenenud õhu- ja mullaniiskus mõjutavad arukase lehtede veega varustatust ja (2) millised keskkonnafaktorid mõjutavad lehe veepotentsiaali ööpäevast dünaamikat. Andmete kogumiseks viidi 2021. aasta suvel läbi katsed metsaökosüsteemi õhuniiskusega manipuleerimise (FAHM) katsealal. Lehe veepotentsiaale mõõdeti Scholanderi rõhukambriga, keskkonnaandmed koguti FAHMi andmebaasist. Järgnev töö tutvustab veepotentsiaali tausta, lehe veepotentsiaali ööpäevast dünaamikat mõjutavaid tegureid, selle ökofüsioloogilist tähtsust ja kliimamuutuste suundumusi. Katset ja tulemuste saamist kirjeldab peatükk materjalid ja meetodika. Katse tulemused ja nende analüüs on kokku võetud ühte peatükki.

## 2. Kirjanduse ülevaade

### 2.1 Veepotentsiaali biofüüsikaline sisu

Veepotentsiaal on universaalne parameeter mulla, taimede ja atmosfääri veestaatuse kirjeldamiseks. See võrdleb vee keemilist potentsiaali mingis süsteemis (nt rakus, võrses) puhta vee keemilise potentsiaaliga normaaltingimustes (Lambers *et al.*, 2008). Lehe veepotentsiaal on osmootse potentsiaali ja hüdrostaatilise rõhu summa lehes. Kõrgete puude puhul mängib olulist rolli ka gravitatsioon, kapillaarsus ja hõõrdetakistus vee liikumise teel (Woodruff *et al.*, 2009). Vesi sisaldab loodulikes süsteemides alati lahustunud aineid, mille tulemusena tekib osmootne potentsiaal. Sellel on negatiivne väärtus, mis tuleneb lahustunud ainete omadusest vett endaga siduda, vähendades sellega vee võimet vabalt liikuda. Mida kontsentreeritum lahus, seda madalam on osmootne potentsiaal. Hüdrostaatiline rõhk on rõhk, mis tuleneb veele rakendatud füüsikalisest rõhust. Selle väärtus võib olla nii positiivne kui negatiivne. Positiivne rõhu väärtus võib esineda nt lehe mesofüllirakus, kus positiivne turgorrõhk rakendub rakukestale, negatiivne aga nt surnud ksüleemirakkudes või rohkelt transpireerivate taimede juhtkudedes imemispinge tõttu (Lambers *et al.*, 2008).

Isotermilises poolläbilaskva membraaniga süsteemis liigub vesi kõrgema potentsiaaliga alalt madalama suunas. See annab võimaluse hinnata vee liikumist süsteemis, kuid sõltuvalt tingimustest võib vesi liikuda ka vastupidises suunas. Näiteks mitte-isotermilise süsteemi korral võib jahedale lehele kondenseeruda soojast õhust vett, kuigi õhu veepotentsiaal on negatiivsem. Puhta ja vaba vee potentsiaal toatemperatuuri ja atmosfääri rõhu juures on 0 MPa (Lambers *et al.*, 2008).

### 2.2 Veepotentsiaal süsteemis muld-taim-atmosfäär

Süsteemis muld-taim-atmosfäär paneb vee liikuma veepotentsiaalide erinevus süsteemi erinevate osade vahel. Veepotentsiaal veega küllastunud mullas on nullilähedane, taime juurtes natuke madalam, langedes veelgi taime võsude ja lehtede suunas. Lehe intertsellulaaride ja välisõhu vahel kujuneb veeaururõhkude erinevuse tõttu järsk veepotentsiaali gradient, mistõttu toimub puuvõrast vee aurustumine (Larcher, 2003). Lehe intertsellulaarides on suhteline õhuniiskus küllastumise lähedal ja difusiooni tõttu toimub pidev aurustumine. Vee aurumine vähendab vee hulka lehes ja sellega langeb veepotentsiaal. Evaporatiivse nõudluse tekitatud tõmme kandub ksüleemis lehtedest edasi okstesse, tüvesse ja juurtesse. See võimaldab veel

tõusta kõrgemale, kui ainult teiste jõudude toimel. Vee imamine mullast toimub osaliselt selle sama evaporatiivse nõudluse tekitatud tõmbe kaudu. Lisaks toimub juurerakkude poolt ka aktiivne vee imamine, mis tugineb osmootsete potentsiaalide erinevusele (Lambers *et al.*, 2008; Passioura, 2010).

Lisaks mullavee kättesaadavusele sõltub taimel vee omastamine juurte hüdraulilisest juhtivusest, juurte ja mulla kokkupuutepinnast, ksüleemi ja juure ekstraksulaarsete kudede ehitusest (Hacke & Way, 2014). Veekaod taimest sõltuvad nii keskkonnatingimustest, liigi ökoloogilistest nõudlustest kui ka taimel veevahetuse regulatsiooni võimest (Hinckley *et al.*, 1978; Sperry *et al.*, 2002).

### **2.3 Lehe veepotentsiaali ööpäevane dünaamika ja seda mõjutavad tegurid**

Tüüpilise ööpäevase rütmi kohaselt on veepotentsiaal puudes kõige kõrgem enne päikesetõusu. Koiduga hakkavad õhulõhed avanema, käivitub transpiratsioon ja veepotentsiaal lehtedes hakkab langema. Keskpäeval või kuni paar tundi pärast seda saavutatakse veepotentsiaali miinimum, mille tõttu taim ahendab õhulõhesid, vältimaks edasisi veekadusid. Seejärel hakkab veepotentsiaal jälle tõusma ja õhulõhede juhtivus suureneb. Pimeduse saabudes õhulõhed sulguvad ja öö jooksul saavutatakse maksimaalne lehe veepotentsiaal, mis antud mullavee tingimuste korral võimalik on. Päikesetõusuks saavutab taimel veepotentsiaal tasakaalu mulla veepotentsiaaliga. Piisava mullavee olemasolul hoiavad taimed ka öösel õhulõhed avatuna, mille tõttu tekivad läbi öise transpiratsiooni veekaod. Sellisel juhul tekib koidueelne veepotentsiaalide tasakaalustamatus (Hinckley *et al.*, 1978; Yu *et al.*, 2007; Kangur *et al.*, 2020; Kangur *et al.*, 2021). Selle üheks põhjuseks on tsirkaadne ettevalmistus varahommikuseks fotosünteesiks (Resco de Dios *et al.*, 2019). Keskkonnatingimused võivad lehe veepotentsiaali päevasesse rütmi olulisi muutuseid tuua.

Süsteemis muld-taim-atmosfäär toimub lühikeses ajaskaalas veetranspordi regulatsioon kahes peamises kohas (Bond & Kavanagh, 1999; Sperry *et al.*, 2002): õhulõhedes (gaasilise faasi regulatsioon) ja hüdraulilises transpordisüsteemis (vedela faasi regulatsioon). Välist mõju lehe veepotentsiaalile avaldavad peamiselt atmosfääri veeaururõhu defitsiit, mullavee kättesaadavus, õhu temperatuur (Lösch, 1979; Sellin, 1998) ja fotosünteesiliselt aktiivne kiirgus (Aasamaa *et al.*, 2014). Lisaks mõjutavad õhulõhede avatust ja lehe veepotentsiaali

atmosfääri CO<sub>2</sub> kontsentratsioon, biotiline ja abiotiline stress, tuul ning õhusaaste (Maier-Maercker, 1998; Araújo *et al.*, 2011; Kangur *et al.*, 2017, 2020).

### 2.3.1 Taimesisesed faktorid veepotentsiaali regulatsioonis

Õhulõhede regulatsiooniga on võimalik hoida veepotentsiaali teatud piirides, et taimes toimuvad füsioloogilised protsessid ei saaks pärsitud ning taim püsiks elujõuline. Kui veepotentsiaal langeb alla kriitilise piiri, takistab veepotentsiaali alanemine õhulõhede avanemist või õhulõhed hakkavad sulguma (Federer, 1979). Vastavalt õhulõhe sulgumisele väheneb ka transpiratsiooni intensiivsus (Buckley, 2019). Õhulõhede regulatsioon taimes toimub passiivse ja aktiivse tagasiside kaudu. Passiivne tagasiside on kiire ja otsene reaktsioon veepotentsiaali muutusele. Veepotentsiaali muutus mõjutab otseselt (passiivselt) õhulõhe avatust sulgrakkude turgori kaudu. Veepotentsiaali vähenemisel lehe epidermirakkude ruumala suureneb rohkem kui sulgrakkudel, mistõttu õhulõhe avaneb sulgumise asemel ja veepotentsiaal langeb veelgi. Seega on passiivsel tagasisidel vastupidine efekt õhulõhe reaktsioonile (Buckley, 2005). Passiivse tagasiside kompenseerimiseks on katteseemnetaimedel evolutsiooni jooksul välja kujunenud aktiivse tagasiside mehhanism. Veedefitsiidi korral hakatakse sünteesima abstsissiin (ABA), mis käivitab ionpumbad, see vähendab sulgrakkude turgorit ja õhulõhe sulgub. Seega lõplik vastus veepotentsiaali vähenemisele on taime veestaatuse paranemine tänu õhulõhede sulgumisele (Buckley, 2019; Gong *et al.*, 2021). Õhulõhede reaktsioon veepotentsiaali muutustele on liigiti varieeruv. Eristatakse range veepotentsiaali regulatsiooniga isohüdrilisi ja väiksema reguleerimisvõimega anisohüdrilisi taimi. Regulatsioonivõime hõlpsaks hindamiseks analüüsitakse õhulõhede juhtivust lehe veepotentsiaali või veeaururõhu defitsiidi muutuste suhtes või määratakse koidueelse ja keskpäevase lehe veepotentsiaalide suhe. Seega võtab antud jaotus arvesse nii õhulõhede kui hüdraulilise süsteemi regulatsiooni (Luo *et al.*, 2017). Õhulõhede tundlikkus sõltub taime epidermi ja õhulõhede morfoloogiast. Olulised on kastrakkude arv, suurus ja intertsellulaaride paigutus (Haworth *et al.*, 2021). On leitud, et õhulõhede tundlikkuse ja lehe veepotentsiaali suhe on tugevas seoses ksüleemi omadustega. Rõngassoonelistel liikidel on hajussoonelistest ja okaspuuliikidest märgatavalt suurem õhulõhede juhtivus (Klein, 2014). Kiirekasvulistel parasvöötme lehtpuudel on õhulõhede tundlikkus nii lehe veepotentsiaali kui keskkonnamuutuste suhtes madalam kui aeglasekasvulistel puudel (Aasamaa & Sõber, 2011).

Taimede veepotentsiaali mõjutab oluliselt ka juhtkudede ehitus ja funktsionaalne võimekus, st taime hüdrauliline süsteem. Hüdraulilist juhtivust reguleeritakse vastavalt transpiratsiooni

intensiivsusele kudede sisetakistuste muutmise kaudu (Ishida *et al.*, 1992). Hüdrauliline juhtivus on takistuse pöördväärtus. Mida suurem on takistus vee liikumisele, seda madalam on veepotentsiaal (Federer, 1979). Äärmuslikes oludes limiteerib hüdraulilise juhtivuse vähenemine vartes ja lehtedes taime gaasivahetust (Sellin *et al.*, 2017b). Hüdrauliline juhtivus varieerub nii liikide vahel, ühe liigi erinevas vanuses ja suuruses isendite vahel kui ka ühe isendi erinevate osade vahel. *Quercus gambelii* Nutt ja suurehambuse vahtra (*Acer grandidentatum* Nutt) näitel on rõngassoonelise puu juhtivus väiksem kui hajussoonelisel (Taneda & Sperry, 2008). Kõrgekasvulise taime puhul on hüdrauliline takistus mullast lehtedeni suurem kui madalamal taimel. See põhjustab veepotentsiaali suuremaid gradiente (Mencuccini, 2003). Arukase võras on ülemistel päikesele avatud lehtedel päevane hüdrauliline juhtivus suurem kui alumistel varjulehtedel. Alumistel lehtedel on konservatiivsem veekasutus, madalam õhulõhede juhtivuse maksimum, suurem tundlikus veepotentsiaali ja taime hüdraulilise juhtivuse muutuste suhtes (Sellin & Kupper, 2005).

### 2.3.2 Keskkonnafaktorid

Keskkonnafaktoriteks, mis mõjutavad lehe veepotentsiaali on mulla veepotentsiaal, atmosfääri veeaururõhu defitsiit, temperatuur, CO<sub>2</sub> kontsentratsioon, fotosünteesiliselt aktiivse valguse intensiivsus (Tuzet *et al.*, 2003; Aasamaa & Söber, 2011), tuul (Willmer, 1988), õhus lenduvad hormoonid, biotiline ja abiotiline stress (Araújo *et al.*, 2011) ning õhusaaste (Maier-Maercker, 1998). Keskkonnatingimused mõjutavad veepotentsiaali nii otse kui ka hüdrauliliste ja fotosünteesi tingimuste muutmisega (Tuzet *et al.*, 2003). Hetkeolud määravad, milline keskkonnafaktor konkreetsel ajahetkel domineerib (Sellin *et al.*, 2017a).

Üheks oluliseks taimes kulgeva veevoo mõjutajaks on mullavee kättesaadavus (Kupper *et al.*, 2018). Kui muld kuivab, veepotentsiaalide gradient taimes väheneb ja ka ksüleemivoolu kiirus väheneb (Federer, 1979). Kui mulla veepotentsiaal langeb sellisele tasemele, et hakkab limiteerima transpiratsiooni lehe veepotentsiaali järsu languse tõttu, on mullaga hüdraulilise kontakti säilitamiseks vaja käivitada regulatsioonimehhanismid (Sperry *et al.*, 2002; Wankmüller & Carminati, 2021). Kuna õhulõhed on tihti sellises olukorras juba sulgunud, siis on hüdraulilise süsteemi regulatsiooni osatähtsus suurem (Martínez-Vilalta *et al.*, 2014). Teraviljade põhjal loodud mudeli järgi osutub mullavee kättesaadavus piiravaks umbes 10-päevase mulla kuivamise tagajärjel, kuid väga palju sõltub taime liigist, bioomist jm (Tuzet *et al.*, 2003). Kui põua ajal esinevad lühiajalised vihmad, aitavad need oluliselt parasvöötme puudel veepotentsiaali taastada ja sellega veestressi vähendada (Dietrich & Kahmen, 2019).



Teatud taimekooslustes peavad taimed kohanema hoopis liigniiskete tingimustega, mis tingimata ei tähenda alati kõrgeid lehe veepotentsiaale (Sellin, 2001). Kõrge mulla veepotentsiaali korral on taimes lehe veepotentsiaal tavaliselt kõrge ja taimel on süsinikusaagise suurendamiseks kasulik kiiresti õhulõhede juhtivust suurendada (Aasamaa & Söber, 2011).

Õhu niiskusesisaldus (suhteline õhuniiskus, veeaururõhu defitsiit) tekitab veepotentsiaalide gradiendi õhu ja lehe kokkupuutepinnal ning on sellega puuvõrast vee aurustumist käivitavaks jõuks (Larcher, 2003). Kõrge õhuniiskuse korral on lehe veepotentsiaal kõrgem ja veepotentsiaalide gradient süsteemis muld-taim-atmosfäär väheneb. Kõrge õhuniiskuse tingimustes arenenud lehtedel väheneb õhulõhede regulatsioonivõime (Fanourakis *et al.*, 2020). Suureneva veeaururõhu defitsiidi korral aurumine intensiivistub, lehe veepotentsiaal langeb ja õhulõhed ahenevad. Õhulõhede sulgumisega veepotentsiaali tundlikkus edasiste veeaururõhu muutuste suhtes väheneb (Sellin & Kupper, 2005; Sellin *et al.*, 2017a). Kui veeaururõhu defitsiit on suur, siis mulla veesisaldus, mille juures transpiratsioon vähenema hakkab, on kõrgem kui niiskema õhu korral (Tuzet *et al.*, 2003). Suure veeaururõhu defitsiidi korral fotosünteesi ja transpiratsiooni tase langevad järsult ning see langus algab ajaliselt varem (Maier-Maercker, 1998).

Õhu CO<sub>2</sub> sisalduse mõju realiseerub CO<sub>2</sub> kontsentratsiooni muutuste kaudu õhulõhe sulgrakus, mis reguleerib õhulõhe sulgumist ja avanemist (Willmer, 1988). CO<sub>2</sub> madal kontsentratsioon muutub limiteerivaks teguriks fotosünteesi toimumise jaoks. Suurenenud kontsentratsioon aga vähendab ABA signaalide kaudu õhulõhede tihedust ja füsioloogiat, mille tõttu evapotranspiratsioon väheneb (Morison, 2001; Chater *et al.*, 2015; Xu *et al.*, 2016).

Valguskiirgus mõjutab oluliselt lehe hüdraulilist juhtivust. On leitud, et valguskiirguse suurenemisega lehe veejuhtivus kasvab. Samuti sõltub lehe juhtivus otseselt fotosünteesiliselt aktiivse kiirguse kestvusest. Kiirgus mõjutab ekstravaskulaarseid kudesid akvaporinide ekspressiooni või aktivasitsiooni suurenemisega. Kiirguse mõju lehe juhtivusele väljendub lehe veepotentsiaali muutuses (Tyree *et al.*, 2005; Sellin *et al.*, 2008).

Üks keskkonnafaktor, mis tekitab lehe juhtivuses variatsioone, on lehe temperatuur. Osa temperatuuri mõjust on tingitud vee viskoossuse muutustest (Sack *et al.*, 2005). Teise aspektina muutub temperatuuri muutudes protoplasti läbilaskvus. Kui temperatuur on taimele kõige optimaalsemas vahemikus (hariliku pärna puhul vahemikus 16–19°C), kasvab lehe juhtivuse tundlikkus temperatuuri tõustes. Kõrgema temperatuuri puhul on ka valguse mõju lehe

hüdraulikale märgatavam (Sellin & Kupper, 2007). Õhulõhede otsene reaktsioon temperatuuri muutusele aitab taimel suurenenud evaporatiivse jahutuse ja madalama õhulõhede takistuse abil kuimal päeval hakkama saada, kuid seda ohustab mullavee ammendumine (Urban *et al.*, 2017). Õhutemperatuuri tõusu tõttu aga suureneb Clapeyroni-Clausiusse võrrandi kohaselt atmosfääri võime veeauru akumulierida. Õhuniiskus saab olla suurem ja see mõjutab lehe veepotentsiaali (Trenberth *et al.*, 2003). On leitud, et suhtelise õhuniiskuse mõju evapotranspiratsioonile on globaalses skaalas suurem kui temperatuuri mõju (Xiao *et al.*, 2020).

Õhulõhede regulatsiooni ja selle kaudu lehe veepotentsiaali mõjutavad ka õhusaaste ja pikaajaline stress. Näiteks õhusaaste tingimustes olevad puud on vastuvõtlikumad põuastressile, sest õhulõhede normaalne regulatsioon on häiritud (Chappelka & Freer-Smith, 1995; Maier-Maercker, 1998). Stressi tingimustes kasvanud puudel on madalam lehe veepotentsiaal suurema hüdraulilise takistuse tõttu (Sellin, 2001).

## **2.4 Lehe veepotentsiaali ökofüsioloogiline tähtsus**

Taime veepotentsiaali regulatsioon on vajalik, et tagada hetketingimuste jaoks optimaalne veevarustus, vältides liigseid veekadusid (Lambers *et al.*, 2008). See mõjutab otseselt fotosünteesi, toitainete omastamist, taime kasvukiirust ja produktsiooni, suuremas plaanis ka vee jaotumist ökosüsteemis ning kliimat (Buckley, 2019). Seega annab lehe veepotentsiaali uurimine lihtsa sissevaate, milline on taimede võime tulla toime muutuv keskkonnas ja kohaneda kliimamuutustega.

Kuiva mulla või kõrge õhuniiskuse korral veepotentsiaalide gradient taimes väheneb. See aeglustab läbi taime kulgevat veevoogu, mille tõttu toitainete omastamine mullast on raskendatud, fotosünteesi tase alaneb ja taime maapealsete osade kasvukiirus aeglustub. Puu pikkuskasv aeglustub rohkem kui radiaalkasv. Vähenevad ka lehe biomass ja pind ning punga suurus (Federer, 1979; Sellin & Kupper, 2005; Sellin *et al.*, 2017a, Oksanen *et al.*, 2019). Puudel peenjuurte biomass kasvab. Kui lehestikus toitainete sisaldus väheneb, siis puu tüves elus parenhüümirakkude hulk kasvab ja sellega ka lämmastiku ning fosfori kontsentratsioon. Kõrge suhtelise õhuniiskuse tagajärjel lehtede arenemise ajal on C<sub>3</sub> taimede õhulõhedes füsioloogilised protsessid nõrgendatud ja õhulõhed rohkem avatud, mistõttu muutub taim

biootilisele ja abiootilisele stressile tundlikumaks (Oksanen *et al.*, 2019; Fanourakis *et al.*, 2020).

Põud tekitab nii lühiajalisi kui pikaajalisi muutuseid puude võrastikus (Beloïu *et al.*, 2022). Kuiva õhu tingimustes veepotentsiaalide gradient süsteemis muld-taim-atmosfäär suureneb, mis tõstab transpiratsiooni intensiivsust. Tihti on veeaururõhu defitsiit kombineeritud vähese mullavee kättesaadavusega. Sellisel juhul peab veekadude vähendamiseks õhulõhede juhtivus vähenema. Koos transpiratsiooniga vähenevad taimes ka ksüleemivoolu kiirus, fotosünteesi tase, lämmastiku ja teiste toitainete omastamine ning oluliselt väheneb taime maapealsete ja maaaluste osade kasv ning kogu primaarproduktiooni (Tuzet *et al.*, 2003; Anderegg, 2015; Joseph *et al.*, 2021). Taime radiaalset veevoolu suunatakse põua ajal rohkem otse lehtedesse. Sellist nähtust esineb rohkem hajussoonelistel puuliikidel (McQuillan *et al.*, 2022). Kui süsivesinike varud ammenduvad, tekib energianälg ja suureneb vastuvõtlikkus parasiitidele (Braun *et al.*, 2021). Põua aja võib tekkida ksüleemi embolism, kuid parasvöötme puudele ei kujuta see tavaliselt suurt ohtu (Dietrich *et al.*, 2019). Puu eri osad on põuale ja teistele keskkonnatingimustele erineva vastuvõtlikkusega (Mencuccini, 2003). Ka puude erinevad arengujärgud reageerivad põuale erinevalt. Kui noorel puul põua hakkama saamine väheneb, siis ootab teda hukkumine. Sagedaste põudade korral on keskealise metsa taastumine nõrk (Beloïu *et al.*, 2022). Toimetulek põua sõltub palju ka kooslusest. Parasvöötme metsi peetakse üldiselt põuast haavatavaks, kuna need ei ole kohastunud regulaarsete tugevate põudadega (Brinkmann *et al.*, 2016). Tõrvikumänni (*Pinus taeda* L.) puhul on leitud, et kui hüdrauliline juhtivust on põua ajal 80% vähenenud, siis puud suurema tõenäosusega surevad kui taastuvad (Hammond *et al.*, 2019). Harilik kuusk (*Picea abies* (L.) H. Karst.) on põuastressile väga tundlik ja selle tõttu on kuusikute hävimine Kesk-Euroopas laialdane. Pioneerliikidel on täheldatud suuremaid põuakahjustusi kui hilissuktsessioonilistel liikidel (Beloïu *et al.*, 2022). Seega on oluline hinnata taimede hüdraulikat, et ennustada, millised liigid millises koosluses saavad muutunud kliimatingimustes optimaalselt hakkama (Anderegg & Meinzer, 2015).

Kõrge mulla veepotentsiaali korral hoitakse õhulõhesid lahti, et veetransporti suurendada. Kui muld muutub liigniiskeks, stomataarne kontroll nõrgeneb ja lehe veepotentsiaal langeb madalamale. Hüdrauliline juhtivus ja fotosünteesi tase on samuti madalamad. Lehestiku arvelt hakatakse rohkem ressursse suunama juhtkudedesse. See muudab puude sees tootjate ja tarbijate vahet ja tähendab suuremaid säilitushingamise kulusid. Pidevalt liigniisketel muldadel on puudel arenenud mehhanismid, mis aitavad taluda madalaid lehe veepotentsiaale.

Metaboolset stressi võimendab ka hüpoksia tekkimine (Sellin 1996, 2001; Aasamaa & Sõber, 2011; Sellin *et al.*, 2017a; Bhusal *et al.*, 2020).

Taimed mõjutavad oluliselt biosfääri veeringet. Kuigi temperatuuri tõus kiirendab veeringet, hakkab seda piirama maismaataimede transpiratsiooni tase. Vähenenud suhtelise õhuniiskuse korral veevoolu hulk taimedes väheneb, mis toob kaasa üldise veevahetuse kiiruse aeglustumise (Xiao *et al.*, 2020). Piisav veevoog puudes muudab puistusisese mikrokliima mõõdukamaks, luues sobivamad tingimused teistele liikidele. Muutused puude veevahetuses võivad nende keskkonnamõjude puhverdusvõimet vähendada, mis võivad liigi noorisenditele või teistele liikidele tingimused ebasobivaks muuta (Von Arx *et al.*, 2012). Linnastunud aladel aidab puude veekasutus kaasa sademete äravooluprobleemide lahendamisele (Nooraei Beidokhti & Moore, 2021). Puude suurem suremus toob kaasa ka olulise negatiivse kahju majandusele (Buras *et al.*, 2020).

## **2.5 Kliimamuutuste regionaalne eripära**

Kliima on üle maailma muutunud soojemaks ja mudelennustuste kohaselt temperatuuri tõus jätkub ka tulevikus. Globaalsel skaalal domineerib pinnalähedase suhtelise õhuniiskuse vähenemine ja ekstreemsete ilmatikuolude esinemise tõenäosus kasvab. Lokaalsel või regionaalsel skaalal ei ole antud tingimuste muutused siiski nii ühesuunalised (IPCC, 2014; Vicente-Serrano *et al.*, 2018). Temperatuuri tõus on suurem kõrgetel laiuskraadidel. Aasta keskmine temperatuur on Eestis 50 aasta jooksul soojenenud 1,8°C ja aastateks 2071-2100 soojeneb see hinnanguliselt veel 2,7-4,3°C võrra. Eesti aasta keskmise temperatuuri kasv on olnud umbes kaks korda kiirem kui globaalsel keskmisel. Temperatuuri tõus on suurim talve- ja kevadkuudel (Russak, 2009; Jaagus & Mändla, 2014; Luhamaa *et al.*, 2015).

70 aasta jooksul on aastane sademete hulk Eesti aladel olnud kasvavas trendis. Sademed on suurenenud igal aastaajal, kõige märgatavamalt talvel – 10 mm 10 aasta kohta (Jaagus *et al.*, 2018; Jaagus *et al.*, 2022). Ennustuste kohaselt kasvab aastateks 2071–2100 aastane sademete hulk 10-20% (16-19%) võrreldes 20. sajandi lõpuga (Jaagus & Mändla, 2014; Luhamaa *et al.*, 2015). Päevased sademete hulgad intensiivistuvad. Lühemate ajavahemike (3 h) sademete intensiivistumine on väiksem kui päevases skaalas (Scoccimarro *et al.*, 2015). Suhteline õhuniiskus sajandi lõpuks kasvab, kuigi tagasihoidlikult, 2-3% talvel (Ruosteenoja & Räisänen, 2013). Võrastikus seotakse aga kasvavate sademete tõttu rohkem vett, vesi aurub

lehetede pinnalt ja seega õhuniiskus puistu sees suureneb sagenevate sademete mõjul märgatavalt (Trenberth *et al.*, 2003; Xiao *et al.*, 2020).

Eestis on 50 aasta jooksul ekstreemselt vihmaste ja kuivade päevade esinemise hulk selgelt kasvanud (Tammets, 2007), sealjuures ei ole täheldatud tugevate vihmahoogude (>50 mm/ 24 h) sagenemist. Eestis on tugevad sajuhood esinenud vihmana maist oktoobrini (Mätlik & Post, 2008). Kliimamudelite kohaselt ekstreemsete sademete (>30 mm/ 24 h) juhtumite sagedus suureneb, oluline trend joonistub välja suvel (Jaagus & Mändla, 2014; Luhamaa *et al.*, 2015). Rannikualade veerežiimi muutustele aitab kaasa ka ennustatav 0,3-0,8 m keskmise maailmamere taseme tõus (Luhamaa *et al.*, 2015).

## 2.6 Töö eesmärgid

Parasvöötme puudel on lehe veepotentsiaali või teisi veestaatust kirjeldavaid suuruseid uuritud palju. Need uurimused on tehtud puude veevahetuse mehhanismide tundma õppimiseks (nt Sellin, 2001; Burghardt & Riederer, 2003; Johnson *et al.*, 2018). Taimede veestaatuse muutusi kliimamuutuste kontekstis on aga vähem uuritud. Suur osa nendest keskendub kuivade tingimuste mõjule (Silim *et al.*, 2009; Dietrich *et al.*, 2018; Loewe-Muñoz *et al.*, 2021). Hoopis vähem on aga uuritud Eesti aladele ennustatavat senisest niiskemate olude mõju puudele. FAHMi katseala on ainulaadne koht, kus saab kõrgendatud õhu- ja mullaniiskuse tingimustes uurida puid, mis on osa ökosüsteemist. Lehe veepotentsiaal annab meile infot, millised on muutuvate olude otsesed ökofüsioloogilised mõjud, sest sellest sõltuvad õhulõhede avatus, fotosünteesi tase ja kasvu kiirus. Kuna metsadel on oluline osa globaalsess veeringess, siis muutused puude veestaatuses aitavad ennustada ka laiemaid muutuseid (Sellin *et al.*, 2017a; Kangur *et al.*, 2020, Sellin *et al.*, 2022).

Käesoleva töö eesmärgiks on välja selgitada kliimamuutuste kontekstis, kas suurenenud õhu- ja mullaniiskus mõjutavad arukase lehtede veega varustatust. Teiseks eesmärgiks on uurida, millised keskkonnafaktorid mõjutavad lehe veepotentsiaali ööpäevast dünaamikat.

### 3. Materjal ja metoodika

#### 3.1 FAHMi katseala kirjeldus

Töö praktilise osa jaoks koguti andmed 2021. aasta juulis ja augustis metsaökosüsteemi õhuniiskusega manipuleerimise (FAHM) katsealal Tartu maakonnas Kastre vallas Rõka külas (58°15'N, 27°18'E, kõrgus merepinnast 40-48 m). Katseala asub parasvöötme segametsade vööndis. Katsealal paikneb üheksa Ø 14 m katseringi, mida ümbritseb puhvertsoon (Kupper *et al.*, 2011), kus kasvavad hübriidhaavad (*Populus tremula* × *P. tremuloides* Michx.). Kolmes ringis (H1, H2, H4) toimub suhtelise õhuniiskuse kunstlik suurendamine, kolmes (I1, I2, I3) mullaniiskuse suurendamine ja kolmes kontrollringis (C1, C2, C4) on looduslikud keskkonnatingimused. Kunstlik õhuniisutus töötab kuuel päeval nädalas, töötuse rakendamisel on võimalik suhtelist õhuniiskust 5–7% võrra suurendada. Mulla niisutamiseks lisatakse vett mulda juurde 20% iganädalasest sademete hulgast. Iga katsering koosneb neljast sektorist. Ühes sektoris kasvab arukase (*Betula pendula* Roth) puhtpuistu, ühes hariliku kuuse (*Picea abies* (L.) H. Karst.) puhtpuistu ja pool ringist on kase-kuuse segapuistu. Istikud pandi kasvama 2020. aasta kevadel.

#### 3.2 Lehe veepotentsiaali mõõtmine

Katse viidi läbi kolmel mõõtmisperioodil 2. juulist 31. augustini 2021. Esimene periood oli 2.–11. juuli, teine periood 26. juuli – 8. august, kolmas 22.–31. august. Igal perioodil teostati mõõtmisi kuuel päeval, kokku 18 päeval. Mõõtmisi teostati nii õhuniisustustöötusega kui töötusevabadel päevadel. Päeva jooksul toimus 8 mõõtekorda: enne päikesetõusu ning 2-tunnise sammuga kella 6-st 18-ni Ida-Euroopa vööndiaja järgi (UTC +2).

Katse käigus valiti mõõtmiseks lehed puudelt, mis kasvasid arukase puhtpuistu sektoris. Puhtpuistu kaskede keskmised kõrgused 2021. aasta sügisel kontroll, õhuniisutus- ja mullaniisutusringides olid vastavalt 249, 225 ja 233 cm. Katse jaoks valiti lehed võra keskmisest osast. Igal päeval valiti ühest kontroll, õhuniisutus- ja mullaniisutusringist kindel puu, millel mõõtmisi teostati. Ühel mõõtmiskorral mõõdeti ühel puul kolme lehe veepotentsiaali, enne päikesetõusu võeti mõõtmiseks nii kolm kaetud kui kolm katmata lehte. Sõltuvalt välitingimustest tuli ette mõõtmiskordade ärajäämist, nt vihma korral kui lehed on märgunud. Kõik lehtede veepotentsiaalide mõõtmised teostasin ise.

Koidueelse veepotentsiaalide tasakaalustumatuse määramiseks kasutati lehtede pakkimise meetodit (Sellin *et al.*, 2013). Eelneval õhtul suleti koidu eel mõõtmisele minevad lehed Minigrip<sup>®</sup> kilekotti ja kaeti fooliumiga, et blokeerida transpiratsioon. Lehe veepotentsiaali määramiseks kasutati Scholanderi-tüüpi rõhukambrit, mis töötab tasakaalustava rõhu põhimõttel (Boyer, 1995). Enne veepotentsiaali mõõtmist märgiti vaatlusprotokoll, kui lehed oli kaste- või vihmamärjad. Lehe veepotentsiaali määramiseks lõigati leht oksa küljest žiletiga ja toimetati võimalikult kiiresti rõhukambrisse. Aeglaselt tõsteti kambris rõhku niikaua, kuni leherootsu lõikepind märgus ning registreeriti baromeetri näit. Lehe veepotentsiaal sel hetkel on absoluutväärtuselt võrdne lehele rakendatava välise rõhuga.

### 3.3 Keskkonnaparameetrite mõõtmine

Katseringides mõõdeti vegetatsiooniperioodi vältel suhtelist õhuniiskust (RH, %), õhutemperatuuri ( $T_A$ , °C) ja mulla veepotentsiaali 15 ja 30 cm sügavusel ( $\Psi_{S15}$  ja  $\Psi_{S30}$ , kPa). FAHMi katseala ilmajaamas mõõdeti fotosünteetiliselt aktiivse kiirguse voogu (PPFD,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) ja sademete hulka (Rf, mm). Fotosünteetiliselt aktiivset kiirgusvoogu mõõdeti kvantsensoriga SKP215 (Campbell Scientific, Loughborough, Suurbritannia), sademete hulka sademetemõõtjaga ARG100 (Environmental Measurements Ltd., Sunderland, Suurbritannia). Mulla veepotentsiaali mõõdeti EQ 2 ekviteniomeetritega (Delta-T Devices, Burwell, Suurbritannia) ning õhutemperatuuri ja suhtelist õhuniiskust HMP45A niiskuse- ja temperatuurisensoritega (Vaisala, Helsinki, Soome). DL2e andmesalvestajad (Delta-T Devices) kogusid sensorite andmeid 10-minutiliste perioodide keskmistena. Keskkonnaparameetrite väärtused sain FAHMi keskkonnafaktorite andmebaasist.

### 3.4 Andmeanalüüs

Katmata ( $\Psi_{pd}$ ) ja kaetud ( $\Psi_{pd\_bag}$ ) lehe koidueelsed veepotentsiaalid ning päevased lehe veepotentsiaalid ( $\Psi_L$ ) leiti igal mõõtmiskorral kolme lehe veepotentsiaalide aritmeetilise keskmisena. Lahutades kaetud lehe veepotentsiaalid katmata lehe veepotentsiaalid koidu eel, saadi nende vahe ( $\Delta\Psi_{pd}$ ). Päevane lehe veepotentsiaalide miinimum ( $\Psi_{Lmin}$ ) ja selle saabumise aeg leiti iga töötuse jaoks igal mõõtmispäeval eraldi. Päevane lehe veepotentsiaalide amplituud ( $\Delta\Psi_L$ ) on katmata lehetede koidueelse veepotentsiaali ja päevase miinimumi vahe. Fotosünteetiliselt aktiivse kiirguse voog (PPFD) arvutati ühe mõõteaja vältel salvestunud

näitade keskmisena. Kuna PPF<sub>D</sub> ja sademete näidud võeti ilmajaamast, siis nende faktorite väärtused töötluste vahel ei erinenud. Mulla veepotentsiaali 15 ja 30 cm sügavusel ( $\Psi_{S15}$  ja  $\Psi_{S30}$ ), suhtelise õhuniiskuse (RH) ja õhutemperatuuri ( $T_A$ ) hetkeväärtused leiti mõõteaja andmepunktide keskmisena. Analüüsis kasutati ka eelneva 1 tunni ( $Rf_{1h}$ ) ja eelneva 3 tunni ( $Rf_{3h}$ ) sademete koguhulka ning kolme tunni keskmist kiirguvoogu (PPFD<sub>3h</sub>), õhutemperatuuri ( $T_{A3h}$ ) ja suhtelist õhuniiskust (RH<sub>3h</sub>). Veeaururõhu defitsiit (VPD, kPa) leiti kasutades Boltoni võrrandit (Bolton, 1980):

$$VPD = \left(1 - \frac{RH}{100}\right) \times 0,6112 \times \exp^{\frac{17,67 \times T_A}{T_A + 243,5}} \quad (1)$$

Kolme eelneva tunni keskmist veeaururõhu defitsiidi (VPD<sub>3h</sub>) leidmiseks arvutati esmalt algandmete põhjal 10-minutiliste perioodide VPD näidud, mis seejärel keskmistati. Keskpäevase suhtelise õhuniiskuse (RH<sub>md</sub>) ja veeaururõhu defitsiidi (VPD<sub>md</sub>) leidmisel kasutati kellaegade 12 ja 14 keskmiseid.

Andmete algseks töötlemiseks kasutati tabelarvutusprogrammi Excel 2013 (Microsoft Corp., Ameerika Ühendriigid). Excelis leiti ka perioodi keskmised sademete hulgad päeva kohta. Selleks summeeriti sademete hulgad, mis jäid mõõtmisperioodi esimese päeva alguse ja viimase päeva lõpu vahele. Saadud tulemus jagati perioodi jäänud päevade arvuga. Andmete statistiliseks analüüsiks kasutati programmi TIBCO Statistica™ vers. 14.0.0 (TIBCO Software Inc., Ameerika Ühendriigid). Keskkonnafaktorite keskmiste võrdlemiseks perioodide vahel kasutati Studenti *t*-testi. Andmete vastavust normaaljaotusele kontrolliti Kolmogorov-Smirnovi testi ning dispersioonide homogeensust Levene testi abil. Vajadusel rakendati andmete teisendamiseks logaritmi- või astmefunktsiooni. Keskkonnafaktorite omavaheliste korrelatsioonide kontrollimiseks kasutati korrelatsioonanalüüsi. Arvuliste keskkonnafaktorite ja kategooriliste tunnuste (töötlus, ring, periood, lehe märgumine) mõju tuvastamiseks uuritavatele füsioloogilistele tunnustele kasutati mitmefaktorilist dispersioonanalüüsi (ANOVA) ja kovariatsioonanalüüsi (ANCOVA). Dispersioonanalüüsis kasutati IV tüüpi ruutude summat, kuna andmestikus esines lünkasid. Keskkonnafaktorite mõju uurimiseks kasutati astmelist regressioonanalüüsi.



## 4. Tulemused ja arutelu

### 4.1 Keskkonnafaktorite varieeruvus

2021. aasta suvi oli alates 1866. aastast kõige soojem suvi Eestis. Tartus oli suve keskmine õhutemperatuur 18,9°C (norm 16,7°C). Sademeid oli normist pisut vähem ja päikesepaistet oli normist enam. Esines kaks kuumalaine perioodi: üks juuni keskel, teine juuni lõpust 18. juulini (kattus I mõõteperioodiga). Juuli alguses kujunes eriti ohtliku kuumalaine (30°C kolme või enama päeva jooksul) pikkuseks kolm kuni viis päeva. Augusti algus ja lõpp (kattusid osaliselt II ja tervenisti III perioodiga) kujunesid tavapärasest jahedamateks. Juuni ja juuli olid eriliselt kuivad, kuid augustis alanud sajud tõid leevendust pikalt püsinud kuivusele. 60% suve kogu sademete hulgast tuli maha augustis (Keskkonnaagentuur, 2021).

Keskkonnafaktorite mõju uurimiseks lehe veepotentsiaalile on vaja esmalt välja selgitada keskkonnafaktorite varieeruvuse perioodide ja töötluste vahel. Mõõtmisperioodide vahel ilmsed kõigi keskkonnafaktorite osas selged erinevused (tabel 1). Esimesel mõõtmisperioodil sadas keskmiselt 0,3 mm päevas, teisel perioodil keskmiselt 4,0 mm päevas ja kolmandal perioodil 3,3 mm päevas. PPF<sub>D</sub>,  $\Psi_{S15}$ ,  $\Psi_{S30}$ ,  $T_A$ , RH ja VPD keskmised erinesid olulisel määral kõikidel perioodidel. Esimesel perioodil oli kõige kõrgem päevane PPF<sub>D</sub>,  $T_A$  ja VPD ning kõige madalam RH. Mulla veepotentsiaal jõudis kõige madalama tasemeni teisel perioodil. Kolmandal perioodil olid PPF<sub>D</sub>,  $T_A$  ja VPD kõige madalamate väärtustega ja RH oli kõrge. Ka mulla veepotentsiaalid olid siis võrreldes teiste perioodidega kõrgemad. Keskpäevane suhteline õhuniiskus ja veeaururõhu defitsiit olid esimesel ja teisel perioodil vastavalt madalam ja kõrgem võrreldes kolmanda perioodiga. Seega esimene periood oli kõige kuivem, palavam ja kõrgema kiirgustasemega, kuid selliste tingimuste suurem mõju mulla veepotentsiaalile avaldus alles teisel perioodil. August oli aga niiskem ning mõõdukama temperatuuri ja kiirgusvooga.

**Tabel 1.** Keskkonnafaktorite (keskmine  $\pm$  SE) varieeruvus sõltuvalt mõõtmisperioodist. Perioodid: **I** – 2.–11. juuni; **II** – 26. juuni – 8. august; **III** – 22.–31. august. Erinevad ülaindeksid tähistavad statistiliselt olulisi ( $P < 0,05$ ) erinevusi.

Keskkonnafaktor	Periood		
	I	II	III
Päevane valgus, PPFD ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	819 $\pm$ 41 <sup>a</sup>	503 $\pm$ 36 <sup>b</sup>	238 $\pm$ 19 <sup>c</sup>
Mulla veepotentsiaal 15 cm sügavusel, $\Psi_{S15}$ (MPa)	-29,6 $\pm$ 3,5 <sup>a</sup>	-40,8 $\pm$ 3,9 <sup>b</sup>	-16,2 $\pm$ 0,4 <sup>c</sup>
Mulla veepotentsiaal 30 cm sügavusel, $\Psi_{S30}$ (MPa)	-17,2 $\pm$ 0,7 <sup>a</sup>	-39,9 $\pm$ 1,9 <sup>b</sup>	-11,8 $\pm$ 0,7 <sup>c</sup>
Päevane õhutemperatuur, $T_A$ ( $^{\circ}\text{C}$ )	23,8 $\pm$ 0,5 <sup>a</sup>	19,9 $\pm$ 0,5 <sup>b</sup>	13,8 $\pm$ 0,3 <sup>c</sup>
Päevane suhteline õhuniiskus, RH (%)	68,0 $\pm$ 1,7 <sup>a</sup>	76,7 $\pm$ 1,8 <sup>b</sup>	88,3 $\pm$ 0,9 <sup>c</sup>
Keskpäevane suhteline õhuniiskus, $\text{RH}_{\text{md}}$ (%)	57,0 $\pm$ 2,4 <sup>a</sup>	63,0 $\pm$ 3,7 <sup>a</sup>	80,6 $\pm$ 1,7 <sup>b</sup>
Päevane veeaururõhu defitsiit, VPD (kPa)	1,09 $\pm$ 0,07 <sup>a</sup>	0,72 $\pm$ 0,07 <sup>b</sup>	0,22 $\pm$ 0,01 <sup>c</sup>
Keskpäevane veeaururõhu defitsiit, $\text{VPD}_{\text{md}}$ (kPa)	1,63 $\pm$ 0,13 <sup>a</sup>	1,24 $\pm$ 0,15 <sup>a</sup>	0,39 $\pm$ 0,05 <sup>b</sup>

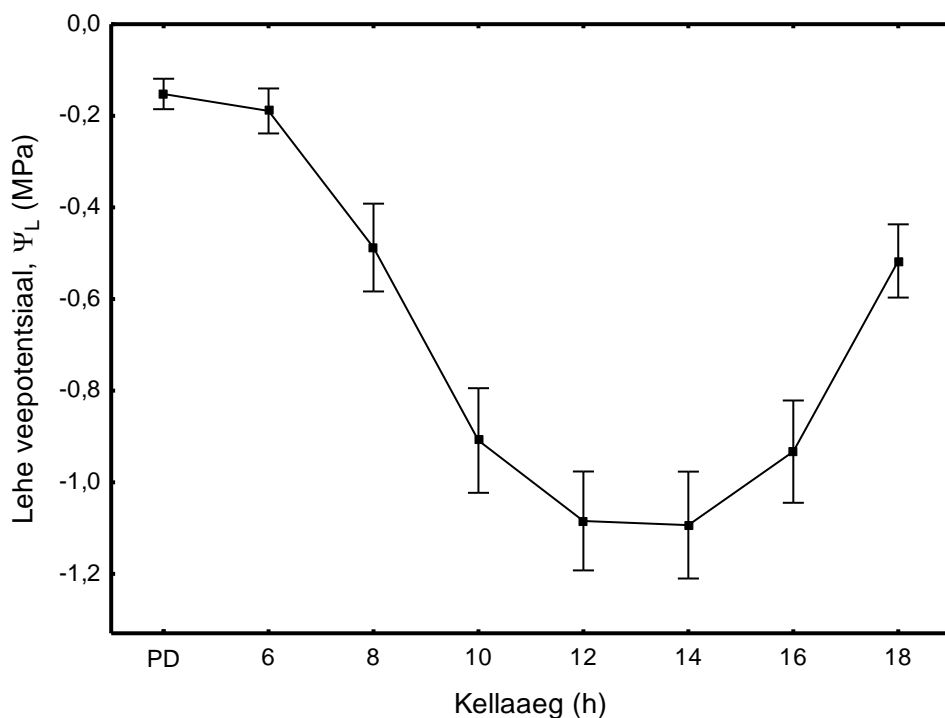
Töötluste vahel olid keskkonnafaktorite keskmiste erinevused väiksemad (tabel 2). Mulla veepotentsiaalide keskmine 15 cm sügavusel oli statistiliselt olulisel määral ( $P < 0,05$ ) kõrgem mullaniisutusega ringides. 30 cm sügavusel olid mõlema niisutustöötlustega ringide keskmised väärtused kõrgemad kui kontrollringides. Õhutemperatuuri, suhtelise õhuniiskuse ja veeaururõhu defitsiidi keskmised olulisel määral töötluste vahel ei erinenud. See tähendab, et töötlustel (eriti mullaniisutusel) oli positiivne mõju mulla veesisaldusele. Õhuniisutustöötluste olulisel määral keskmist õhuniiskust ei mõjutanud, kuna jajs mõõtmisperioodi kolmest langesid vihmasele ajale.

**Tabel 2.** Keskkonnafaktorite (keskmine  $\pm$  SE) varieeruvus mõõtmisperioodil sõltuvalt töötlustest. **C** – kontroll; **H** – õhuniisutus; **I** – mullaniisutus. Erinevad ülaindeksid tähistavad statistiliselt olulisi ( $P < 0,05$ ) erinevusi.

Faktor	Töötlus		
	C	H	I
Mulla veepotentsiaal 15 cm sügavusel, $\Psi_{S15}$ (MPa)	$-36,3 \pm 4,2^a$	$-30,4 \pm 3,6^a$	$-21,5 \pm 1,0^b$
Mulla veepotentsiaal 30 cm sügavusel, $\Psi_{S30}$ (MPa)	$-29,1 \pm 2,1^a$	$-21,2 \pm 1,6^b$	$-20,3 \pm 1,3^b$
Päevane õhutemperatuur, $T_A$ (°C)	$18,6 \pm 0,6^a$	$18,7 \pm 0,5^a$	$19,2 \pm 0,5^a$
Päevane suhteline õhuniisutus, RH (%)	$79,9 \pm 1,6^a$	$75,7 \pm 1,9^a$	$78,3 \pm 1,5^a$
Keskpäevane suhteline õhuniisutus, $RH_{md}$ (%)	$69,4 \pm 3,2^a$	$65,9 \pm 3,4^a$	$66,3 \pm 3,1^a$
Päevane veeaururõhu defitsiit, VPD (kPa)	$0,59 \pm 0,06^a$	$0,72 \pm 0,07^a$	$0,67 \pm 0,06^a$
Keskpäevane veeaururõhu defitsiit, $VPD_{md}$ (kPa)	$0,96 \pm 0,14^a$	$1,09 \pm 0,17^a$	$1,14 \pm 0,14^a$

#### 4.2 Õhu- ja mullaniisutuse mõju lehe veepotentsiaalile

Õhuniisutustöötlus suhtelist õhuniiskust üle kõikide mõõtmisperioodide oluliselt ei mõjutanud, järelikult ei saa eeldada ka selle mõju lehe veepotentsiaalile. Mulla veepotentsiaal küll erines kontrolli ja mullaniisutustöötluste vahel, kuid ka sellel ei olnud olulist mõju lehe veepotentsiaalile. Joonisel 1 on välja toodud lehe veepotentsiaali keskmine päevane käik, võttes arvesse kõiki töötlusi. Töötluste vahel päevane käik oluliselt ( $P > 0,05$ ) ei erinenud. Töötlustel puudus mõju ka teistele uuritavatele füsioloogilistele tunnustele (tabel 3). Seega antud uuringus ei tulnud välja niisutustöötluste mõju arukase lehe veepotentsiaalile. Ka varasemates FAHMi katsealal läbi viidud töödes ei ole niisutustöötluste mõju alati ilmnenu, eriti öistele füsioloogilistele tunnustele, kuid seda põhjendatakse märgades oludes õhu- ja mullaniiskuse väikese varieeruvusega (Kangur *et al.*, 2017; Kupper *et al.*, 2020).



**Joonis 1.** Lehe veepotentsiaalide päevane käik üle kõikide töötluste ja perioodide.

Siiski mõjutab kõrgendatud õhuniiskuse tase puude veekasutust märgatavalt. Õhuniisutuse korral taime ksüleemivoolu kiirus, hüdrauliline juhtivus, õhulõhede regulatsioonivõime ja veepotentsiaali tundlikkus edasiste veeaururõhu muutuste suhtes väheneb (Sellin *et al.*, 2017b; Fanourakis *et al.*, 2020; Kangur *et al.*, 2020). Hüdraulilist võimekust mõjutavatel keskkonnafaktoritel on suure õhuniiskuse korral suurem osakaal kui õhulõhesid mõjutavatel faktoritel (Kangur *et al.*, 2020). Mullaniisutus mõjub puu veevarustusele positiivselt. Lehe veepotentsiaalid on pigem kõrgemad, õhulõhesid hoitakse lahti ja ksüleemivool on intensiivsem. Niiskes keskkonnas kasvanud puudel on stomataarne kontroll nõrgem, lehe evapotranspiratsioon on kõrgem ja veepotentsiaal võib kuivas õhus langeda madalamale tasemele kui tavatingimustes kasvanud puudel. Samuti on hüdrauliline juhtivus ja fotosünteesi tase madalamad (Sellin, 1996, 2001; Aasamaa & Sõber, 2011; Bhusal *et al.*, 2020). Siiski tuleb tõdeda, et välikeskkonna niiskuse suurenemise mõju taime veestaatusele ei ole ühesuunaline, kuna lisaks mõjutavad seda paljud teised faktorid (Sellin *et al.*, 2017a).

**Tabel 3.** Uuritud füsioloogiliste tunnuste dispersioonanalüüsi tulemused. PPF<sub>D</sub> – fotosünteetiliselt aktiivse kiirguse voog; Rf<sub>1h</sub> – eelneva tunni sademete hulk; Rf<sub>3h</sub> – eelneva 3 tunni sademete hulk; *ns* – statistiliselt mitte oluline.

Uuritav tunnus	Faktor	Olulisuse tõenäosus, P	Osaline $\eta^2$	Mudeli R <sup>2</sup>
Lehe veepotentsiaal koidu eel, $\Psi_{pd}$	Töötlus	ns	-	0,572
	Ring (Töötlus)	ns	-	
	Periood	ns	-	
	Lehe märgumine	ns	-	
	RH3h	0,013	0,259	
Kaetud lehtede veepotentsiaal koidu eel, $\Psi_{pd\_bag}$	Töötlus	ns	-	0,491
	Ring (Töötlus)	ns	-	
	Periood	ns	-	
	Lehe märgumine	<0,001	0,406	
Koidueelne kaetud ja katmata lehtede veepotentsiaalide vahe, $\Delta\Psi_{pd}$	Töötlus	ns	-	0,225
	Periood	0,044	0,168	
	Lehe märgumine	ns	-	
	RH	ns	-	
Lehe veepotentsiaal, $\Psi_L$	Töötlus	ns	-	0,772
	Ring (Töötlus)	ns	-	
	Periood	ns	-	
	Lehe märgumine	<0,001	0,250	
	PPFD	<0,001	0,617	
Päevane lehe veepotentsiaali miinimum, $\Psi_{Lmin}$	Töötlus	ns	-	0,828
	Ring (Töötlus)	ns	-	
	Periood	<0,001	0,653	
	Lehe märgumine	0,005	0,219	
	Rf3h	<0,001	0,509	

Arukase lehe veepotentsiaali vähest varieeruvust erinevate tingimuste korral saab seletada tema veekasutuse strateegiaga. Arukask on isohüdriline liik, seega hoiab ta veepotentsiaale rangemates piirides kui FAHMi katse teine puuliik – hübriidhaab. Aasamaa *et al.* (2014) on leidnud, et õhu kuivades muutuvad arukasked valgusele tundlikuks varem kui hübriidhaavad. Suur kiirguskoormus võib lisaks kuivast õhust põhjustatud veestressile stressireaktsiooni süvendada. Kuna arukask hoiab lehe veepotentsiaali rangetes piirides, siis ongi tal lisastressi korral vaja kiiremat reaktsiooni. Hübriidhaaval on anisohüdrilise liigina teistest parasvöötme lehtpuudest, sh arukasest, suurem päevase ksüleemivoolu intensiivsuse ja veeaururõhu defitsiidi suhe, kuid öösel on suhe vastupidine (Kupper *et al.*, 2018). Isohüdrilist käitumist toetab ka arukase lehtede anotoomiline ehitus. Kui noores hübriidhaavapuistus on suhteliselt ühtlane õhulõhede juhtivuse jaotus võrastikus, siis arukasel suureneb see ladva suunas, et tagada efektiivne gaasivahetus fotosünteesi mõttes kõige soodsamas võrastiku osas (Sellin *et al.*, 2019, 2022). Arukase lehestiku stabiilset veestaatust aitab tagada ka lehtede kõrge hüdrauliline plastilisus. Tundlik õhulõhede regulatsioon ja lehe kõrge hüdrauliline plastilisus muudab veepotentsiaali vähem sõltuvaks keskkonnatingimustest (Õunapuu-Pikas *et al.*, 2022).

### 4.3 Keskkonnafaktorite mõju lehe veepotentsiaalile

Tabelis 3 on esitatud uuritud füsioloogilistele tunnustele kõige tugevama mõjuga või ainuke oluline keskkonnafaktor (dispersioonanalüüsi mudeli  $R^2$  järgi). Koidueelset veepotentsiaali mõjutas kõige rohkem eelneva kolme tunni keskmine suhteline õhuniiskus (mudeli  $P < 0,01$ ). Uuritavate keskkonnafaktorite mõju kaetud lehtede veepotentsiaalile ( $\Psi_{pd\_bag}$ ) ega koidueelsele kaetud ja katmata lehtede veepotentsiaalide erinevusele ( $\Delta\Psi_{pd}$ ) ei tuvastatud. Siiski ilmnes  $\Delta\Psi_{pd}$  ja hetkelise valguse intensiivsuse vahel nõrk negatiivne seos ( $R^2=0,166$ ,  $P=0,004$ ):

$$\Delta\Psi_{pd} = -0,036 \times \text{PPFD} + 0,043 \quad (2)$$

Kangur *et al.* (2017) leidsid, et hübriidhaava korral mõjutas koidueelset veepotentsiaali kõige enam veeaururõhu defitsiit. Valguse mõju võib tuleneda arukase suurest tundlikusest valgusele, eriti kuivades tingimustes, et vähendada veekadusid (Aasamaa *et al.*, 2014).

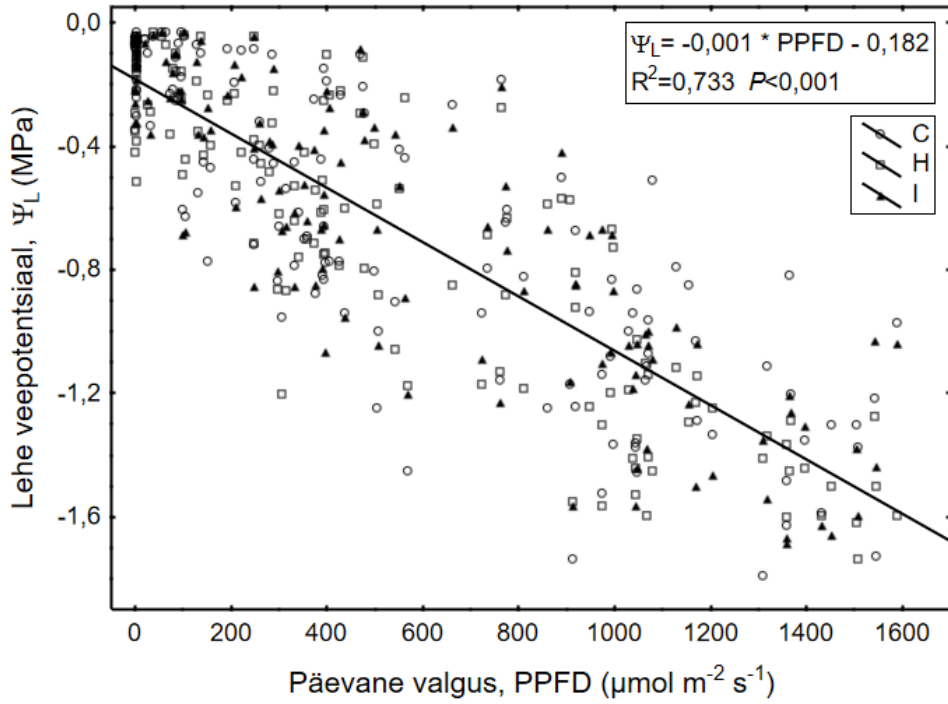
Koidueelne lehe veepotentsiaal on olnud oluliseks indikaatoriks mulla veepotentsiaali hindamisel. See meetod on aga ebatäpne, kuna puudel esineb öist õhulõhede avatust ja lehe veepotentsiaalid ei saavuta mulla veepotentsiaalidega sama taset. Seega tekib koidueelne

veepotentsiaalide tasakaalustamatus (*predawn water potential disequilibrium*, PDD), mis antud katses oli keskmiselt  $0,130 \pm 0,018$  MPa. PDD peamiseks põhjuseks on öine transpiratsioon. See annab tunnistust olulisest veekaost, mis näiteks hübriidhaava puhul moodustab 4–5% kogu ööpäevasest transpiratsioonist (Kangur *et al.*, 2020). Öise transpiratsiooni osatähtsust PDD kujunemises saab hinnata kaetud lehtede meetodil, millega blokeeritakse lehel öine transpiratsioon. Kaetud lehe veepotentsiaal ( $\Psi_{pd\_bag}$ ) näitab oksa veepotentsiaali kohas, kuhu leheroots kinnitub. Antud katsest tuli aga välja, et lisaks öisele transpiratsioonile ( $\Delta\Psi_{pd}$  on positiivne;  $N=11$ ), omastavad puud öösel ka lehepinnalt vett ( $\Delta\Psi_{pd}$  on negatiivne;  $N=36$ ). Ühel mõõtmisperioodil võis esineda mõlemat nähtust erinevates töötlustes. Ei PDD ega  $\Delta\Psi_{pd}$  väärtuse märk (positiivne või negatiivne) ei sõltunud oluliselt mitte ühestki uuritud keskkonnafaktorist ega kategoorilisest tunnusest. Varem on leitud, et PDD-d mõjutab peamiselt mullavee kättesaadavus (Kangur *et al.*, 2017) ja atmosfääri veeaururõhu defitsiit (Kangur *et al.*, 2020), aga seda kuivemates oludes (Kangur *et al.*, 2021).

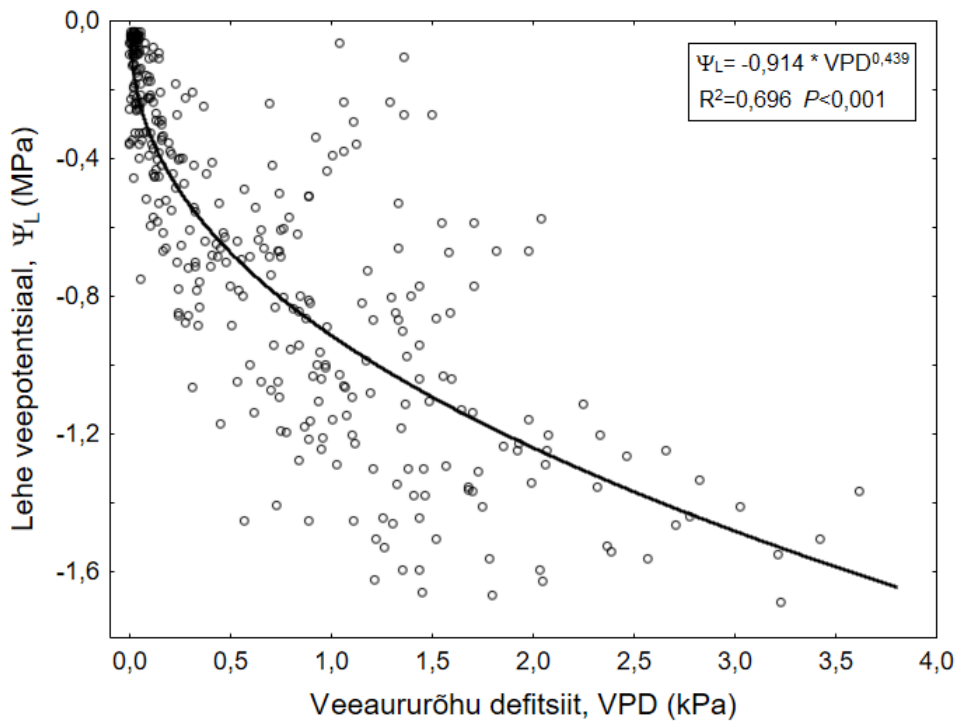
Lehe veepotentsiaali päevast dünaamikat mõjutas kõige tugevamini hetkeline valguse intensiivsus ( $R^2=0,733$ ,  $P<0,001$ ; joonis 2). Tugev mõju oli ka 3 tunni keskmisel päeval valgusel ( $R^2=0,731$ ,  $P<0,001$ ):

$$\Psi_L = -0,001 \times \text{PPFD}_{3h} - 0,197 \quad (3)$$

Lehe veepotentsiaalile oli mõju veel suhtelisel õhuniiskusel ja ühe tunni sademete hulgal kombineeritult ( $R^2=0,651$ ,  $P<0,001$ ) ning veeaururõhu defitsiidil ( $R^2=0,696$ ,  $P<0,001$ ; joonis 3).



**Joonis 2.** Lehe veepotentsiaali ( $\Psi_L$ ) sõltuvus fotosünteetiliselt aktiivse kiirgusvoo tihedusest (PPFD).



**Joonis 3.** Lehe veepotentsiaali ( $\Psi_L$ ) sõltuvus atmosfääri veeaurõhu defitsiidist (VPD).



Päevane lehe veepotentsiaali miinimum oli lineaarselt seotud kolme tunni keskmise fotosünteesiliselt aktiivse kiirguse vooga ( $R^2=0,369$ ,  $P<0,001$ ) ning oluline mõju oli ka kolme tunni sademete hulgal ( $P<0,001$ ). Miinimum saabus keskpäeval või 2 h pärast seda (joonis 1). Niisutustöötlustes saabus miinimum pigem varem (mullaniisutuses keskmiselt kell 12:15, kontrollis keskmiselt 13:30), kuid see trend pole siiski oluline.

Eelnevad uurimused on leidnud, et lisaks õhuniiskusele, veeaururõhu defitsiidile ja mullavee kättesaadavusele on lehe veepotentsiaal seotud ka valguse, CO<sub>2</sub> kontsentratsiooni, temperatuuri ja tuule kiirusega (Aphalo *et al.*, 2006; Aasamaa *et al.*, 2014; Sellin *et al.*, 2014; Kangur *et al.*, 2017, 2020, 2021; Kupper *et al.*, 2017). Võrreldes varasemate FAHMi katsetega, ilmnes minu tööst valguse intensiivsuse suurem roll lehe veepotentsiaali dünaamika kujundamises võrreldes õhuniiskuse, veeaururõhu defitsiidi ja mulla veepotentsiaaliga. Seda toetab Aasamaa *et al.* (2014) uurimus, mis leidis, et kuivemates oludes on kask valgusele tundlikum.

#### **4.4 Kuidas tuleviku kliima võiks mõjutada lehtpuude veestaatust?**

Eestis muutuvad ilmad kliimamuutuste tõttu soojemaks, sademeterohkemaks ja niiskemaks, kuid erinevate ekstreemumite esinemise tõenäosus suureneb (Russak, 2009; Jaagus & Mändla, 2014; Luhamaa *et al.*, 2015). Nii niiske muld kui niiske õhk vähendavad puude hüdraulilist juhtivust, ksüleemivoolu tihedust ja õhulõhede tundlikkust. Fotosünteesi produktide jaotus taimes, hingamise kulud ning lämmastiku ja fosfori proportsioonid taimerakkudes muutuvad. Lämmastiku ja fosfori kontsentratsioon tüves kasvab koos elusate parenhüümirakkude hulga kasvuga. Lehestiku suurus niisketes tingimustes väheneb, puude pikkuskasv ja maapealne biomass mitmeaastases ajaskaalas vähenevad. Puu üldine stressitase suureneb ning taim muutub parasiitidele ja metsakahjuritele vastuvõtlikumaks (Sellin 1996, 2001; Aasamaa & Söber, 2011; Sellin *et al.*, 2017a; Oksanen *et al.*, 2019; Bhusal *et al.*, 2020; Fanourakis *et al.*, 2020; Kangur *et al.*, 2020). Veepotentsiaalid võivad soojadel ja kuivadel öödel langeda madalamale ja transpiratsioon suurened, kuid tugeva põua korral hoiavad puud öösel õhulõhed peaaegu suletuna (Kangur *et al.*, 2021). Faktorite mitmekesisusse lisanduvad sagenevad ekstreemsed ilmastikunähtused, nt paduvihmad, põuad (IPCC, 2014). Need põhjustavad puudele nii hetkelisi kui pikaajalisi kahjustusi ja ka kõrgemat suremust (Beloïu *et al.*, 2022). Kuiv ja kuum õhk tekitab madalaid lehe veepotentsiaale ja õhulõhede sulgumist. Kui sellele lisandub ka madal mulla veepotentsiaal, on juurtel hüdraulilise kontakti säilitamine

mullaga raske ning toitainete omastamine, fotosüntees ja kasv on takistatud (Tuzet *et al.*, 2003; Anderegg, 2015; Joseph *et al.*, 2021). Ennustatavate kliimamuutuste seas on ka faktoreid, mis parandavad puude veestaatust. Nendeks on mõõdukas mullaniiskuse suurenemine (Sjöman *et al.*, 2021), CO<sub>2</sub> kontsentratsiooni tõus (Xu *et al.*, 2016) ja temperatuuriga kaasnev õhu veemahutavuse tõus (Trenberth *et al.*, 2003). Neid antud töös ei uuritud või mõju ei tulnud katses välja, kuid oluline on märkida, et ka need mõjutavad tulevikus puude veestaatust.

Erinevad puuliigid on keskkonnatingimuste suhtes erineva tundlikkusega, mis tagab nende erineva vastuse keskkonnamuutustele. Isohüdrilised liigid (sh arukask) hoiavad veepotentsiaali kindlates piirides, et transpiratsiooni ja fotosüneesise suhe (st veekasutuse efektiivsus) oleks võimalikult optimaalne. Anisohüdrilised liigid (sh hübriidhaab) veekadusid lehestikust nii rangelt ei kontrolli. Anisohüdriline strateegia tuleb kasuks piisava vee olemasolu ja mõõduka stressi korral. Piiratud vee kättesaadavuse tingimustes on isohüdrilisus efektiivsem. Äärmuslikes niiskustingimustes (liigniiskus, madal õhuniiskus) on siiski nende mõlema veestaatuse näitajad üsna sarnased, kuid sellistes tingimustes kannatavad isohüdrilised liigid suurema tõenäosusega süsinikunälja ja anisohüdrilised veedefitsiidi all (Sade *et al.*, 2012). Ka puu muud tunnused – puu vanus, kooslus, suktsessiooni aeg – on stressivastuse määramisel olulise rolliga (Beloïu *et al.*, 2022).

Tulevikus on Eestis puudel rohkem stressiallikaid, millega arvestada. Erinevates tingimustes võivad erinevad keskkonnafaktorid domineerida ning ühel ja samal faktoril ei pruugi igas situatsioonis samasugune mõju puu veestaatusele olla (Sellin *et al.*, 2017a). FAHMi katses on leitud, et lühiajaline vastus suurenenud õhuniiskusele on kajastub puu anatoomias, hüdraulikas ja süsiniku sidumises, kuid pikemas ajaskaalas need muutused vähenevad. Seega on parasvöötme lehtpuud siiski võimelised kohanema muutuvate tingimustega (Tullus *et al.*, 2020; Rosenvald *et al.*, 2021).

## 5. Kokkuvõte

Käesoleva töö eesmärkideks oli uurida, kas suurenenud õhu- ja mullaniiskus mõjutavad arukase lehtede veega varustatust ja millised keskkonnafaktorid mõjutavad lehe veepotentsiaali ööpäevast dünaamikat. Vastuste saamiseks viidi 2021. aasta suvel FAHMi katsealal läbi välitööd, kus uuriti õhu- ja mullaniisutustöötluste mõju. Tulemustest selgus, et nii õhu- kui mullaniisutusel ei olnud olulist mõju arukase lehtede veepotentsiaalile. See võis johtuda aspektist, et taim ei reageeri kõrgele niiskuse tasemele alati ühesuunaliselt ja et arukask on isohüdriline liik, kes reguleerib veepotentsiaali rangelt.

Koidueelseid veepotentsiaale uurides tuli välja, et kõige suurem mõju oli kolme eelneva tunni suhtelisel õhuniiskusel. Arukaskedel esines koidueelne lehe ja mulla veepotentsiaalide tasakaalustamatus, mis oli keskmiselt  $0,130 \pm 0,018$  MPa. Koidueelse kaetud ja katmata lehtede veepotentsiaalide erinevuse ning hetkelise valguse intensiivsuse vahel ilmnes nõrk negatiivne seos ( $R^2=0,166$ ,  $P=0,004$ ). Selle väärtused olid nii positiivsed kui negatiivsed, mille põhjal saab järeldada, et lisaks öisele transpiratsioonile, taim omastas lehtede pinnalt kastevett. Lehe veepotentsiaali päevast käiku mõjutas enim valguse intensiivsus ( $R^2=0,733$ ,  $P<0,001$ ). Oluline mõju oli ka atmosfääri veeaururõhu defitsiidil, suhtelisel õhuniiskusel ja ühe tunni sademete hulgal. Lehe veepotentsiaali päevane miinimum oli seotud kolme tunni keskmise fotosünteesiliselt aktiivse kiirguse vooga. Võrreldes varasemate FAHMi katsetega, ilmnes valguse intensiivsuse suurem roll lehe veepotentsiaali dünaamika kujundamises võrreldes õhuniiskuse, veeaururõhu defitsiidi ja mulla veepotentsiaaliga. Seda saab põhjendada sellega, et kuivemates oludes on kask valgusele tundlik.

Kirjanduse ja antud katse põhjal võib öelda, et Eesti kliima trendid tekitavad taimedele tulevikus rohkem stressi. Kerge niiskuse ja temperatuuri tõus võib mõjuda positiivselt või neutraalselt lehe kasvule, kuid põud või püsivalt niiskemad olud aeglustavad puudes ksüleemivoolu, mis mõjutab toitainete omastamist ja fotosünteesivõimet. Siiski on FAHMi katses leitud, et lehtpuud on võimelised nimetatud muutustega kohanema.

## 6. Summary

### **Effect of changes in soil and air humidity on daily dynamics of leaf water potential in silver birch (*Betula pendula* Roth)**

This bachelor thesis aimed to investigate whether increased air and soil humidity affect leaf water supply in silver birch and which environmental factors govern the daily dynamics of leaf water potential. In the summer of 2021, fieldwork was carried out in the FAHM experimental area, where effects of elevated atmospheric humidity and soil irrigation treatments were studied. The results showed that neither of the treatments had significant effect on the daily dynamics of leaf water potential in silver birch. This may result from the fact that the plants' responses to elevated moisture levels are not always uniform and that the isohydric silver birch strictly controls water losses from the foliage.

The strongest effect on the pre-dawn water potentials had 3-hour average relative air humidity. The pre-dawn water potential disequilibrium averaged  $0.130 \pm 0.018$  MPa. There was a slight negative correlation between the difference between pre-dawn covered and uncovered leaf water potentials and photosynthetic photon flux density, PPFD ( $R^2=0.166$ ,  $P=0.004$ ). Its values turned out to be both positive and negative, suggesting that in addition to nocturnal transpiration, the plants can also absorb dew water from the leaf surface. The daily dynamics of leaf water potential was significantly driven by PPFD ( $R^2 = 0.733$ ,  $P < 0.001$ ). In addition, the water vapour pressure deficit, relative humidity, and precipitation also had a significant effect. The daily minimum of leaf water potential was related to PPFD<sub>3h</sub>. Unlike previous studies at the FAHM site, a substantial role of PPFD emerged in the dynamics of leaf water potential compared to air relative humidity, water vapour pressure deficit, and soil water potential. This can be explained by the fact that silver birch is sensitive to light in drier conditions.

Based on the literature and this experiment, it can be said that Estonian climate trends will cause more environmental stress to plants in the future. A slight increase in environmental humidity and temperature may have a positive or neutral effect on leaf growth, but drought or persistently wet conditions slow down sap flow in trees, affecting nutrient uptake and photosynthetic capacity. However, the FAHM experiment has proved that broadleaved trees are able to acclimate to these changes.

## **Tänuavaldused**

Soovin tänada oma juhendajat, professor Arne Sellinit abi ja usalduse eest töö valmimisel. FAHMi katseala töös hoidmise ja keskkonnaandmetega aitamise eest tänan Riho Meierit ja Raivo Metsvahti. Lisaks tahan tänada oma venda Jürgen Tamme, kes suve vältel pakkus mulle abi lehtede mõõtmisel.

## **Kasutatud kirjandus**

Aasamaa, K., Kõivik, K., Kupper, P., & Sõber, A. (2014). Growth environment determines light sensitivity of shoot hydraulic conductance. *Ecological Research*, 29: 143–151.

Aasamaa, K., & Sõber, A. (2011). Stomatal sensitivities to changes in leaf water potential, air humidity, CO<sub>2</sub> concentration and light intensity, and the effect of abscisic acid on the sensitivities in six temperate deciduous tree species. *Environmental and Experimental Botany*, 71: 72–78.

Anderegg, W. R. L. (2015). Spatial and temporal variation in plant hydraulic traits and their relevance for climate change impacts on vegetation. *New Phytologist*, 205: 1008–1014.

Anderegg, W. R. L., & Meinzer, F. C. (2015). Wood anatomy and plant hydraulics in a changing climate. - In: Hacke, U. (eds) *Functional and Ecological Xylem Anatomy*. Springer, Cham, pp. 235–253.

Aphalo, P. J., Lahti, M., Lehto, T., Repo, T., Rummukainen, A., Mannerkoski, H., & Finér, L. (2006). Responses of silver birch saplings to low soil temperature. *Silva Fennica*, 40: 429–442.

Araújo, W. L., Fernie, A. R., & Nunes-Nesi, A. (2011). Control of stomatal aperture: A renaissance of the old guard. *Plant Signaling and Behavior*, 6: 1305–1311.

Beloiu, M., Stahlmann, R., & Beierkuhnlein, C. (2022). Drought impacts in forest canopy and deciduous tree saplings in central european forests. *Forest Ecology and Management*, 509: 120075.

Bhusal, N., Kim, H. S., Han, S., & Yoon, T. (2020). Photosynthetic traits and plant–water relations of two apple cultivars grown as bi-leader trees under long-term waterlogging conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 176: 104111.

Bolton, D. (1980). The computation of equivalent potential temperature. *Monthly Weather Review*, 108: 1046–1053.

Bond, B. J., & Kavanagh, K. L. (1999). Stomatal behavior of four woody species in relation to leaf-specific hydraulic conductance and threshold water potential. *Tree Physiology*, 19: 503–510.

Boyer, J. S. (1995) *Measuring the water status of plants and soils*. San Diego: Academic Press.

- Braun, S., Hopf, S., Tresch, S., Remund, J., & Schindler, C. (2021). 37 years of forest monitoring in Switzerland: Drought effects on *Fagus sylvatica*. *Frontiers in Forests and Global Change*, 4: 765782.
- Brinkmann, N., Eugster, W., Zweifel, R., Buchmann, N., & Kahmen, A. (2016). Temperate tree species show identical response in tree water deficit but different sensitivities in sap flow to summer soil drying. *Tree Physiology*, 36: 1508–1519.
- Buckley, T. N. (2005). The control of stomata by water balance. *New Phytologist*, 168: 275–292.
- Buckley, T. N. (2019). How do stomata respond to water status? *New Phytologist*, 224: 21–36.
- Buras, A., Rammig, A., & Zang, S. C. (2020). Quantifying impacts of the 2018 drought on European ecosystems in comparison to 2003. *Biogeosciences*, 17: 1655–1672.
- Burghardt, M., & Riederer, M. (2003). Ecophysiological relevance of cuticular transpiration of deciduous and evergreen plants in relation to stomatal closure and leaf water potential. *Journal of Experimental Botany*, 54: 1941–1949.
- Chappelka, A. H., & Freer-Smith, P. H. (1995). Predisposition of trees by air pollutants to low temperatures and moisture stress. *Environmental Pollution*, 87: 105–117.
- Chater, C., Peng, K., Movahedi, M. *et al.* (2015). Elevated CO<sub>2</sub>-induced responses in stomata require ABA and ABA signaling. *Current Biology*, 25: 2709–2716.
- Dietrich, L., Delzon, S., Hoch, G., & Kahmen, A. (2019). No role for xylem embolism or carbohydrate shortage in temperate trees during the severe 2015 drought. *Journal of Ecology*, 107: 334–349.
- Dietrich, L., & Kahmen, A. (2019). Water relations of drought-stressed temperate trees benefit from short drought-intermittent rainfall events. *Agricultural and Forest Meteorology*, 265: 70–77.
- Dietrich, L., Zweifel, R., & Kahmen, A. (2018). Daily stem diameter variations can predict the canopy water status of mature temperate trees. *Tree Physiology*, 38: 941–952.

Fanourakis, D., Aliniaiefard, S., Sellin, A. *et al.* (2020). Stomatal behavior following mid- or long-term exposure to high relative air humidity: A review. *Plant Physiology and Biochemistry*, 153: 92–105.

Federer, C. A. (1979). A soil-plant-atmosphere model for transpiration and availability of soil water. *Water Resources Research*, 15: 555–562.

Gong, L., Liu, X.-D., Zeng, Y.-Y. *et al.* (2021). Stomatal morphology and physiology explain varied sensitivity to abscisic acid across vascular plant lineages. *Plant Physiology*, 186: 782–797.

Hacke, U. G., & Way, D. (2014). Variable plant hydraulic conductance. *Tree Physiology*, 34: 105–108.

Hammond, W. M., Yu, K., Wilson, L. A., Will, R. E., Anderegg, W. R. L., & Adams, H. D. (2019). Dead or dying? quantifying the point of no return from hydraulic failure in drought-induced tree mortality. *New Phytologist*, 223: 1834–1843.

Haworth, M., Marino, G., Loreto, F., & Centritto, M. (2021). Integrating stomatal physiology and morphology: Evolution of stomatal control and development of future crops. *Oecologia*, 197: 867–883.

Hinckley T.M., Lassoie J.P. & Running S.W. (1978) Temporal and spatial variations in the water status of forest trees. Chicago: Society of American Foresters.

Ishida, A., Yamamura, Y., & Hori, Y. (1992). Roles of leaf water potential and soil-to-leaf hydraulic conductance in water use by understorey woody plants. *Ecological Research*, 7: 213–223.

IPCC (2014). *Climate Change 2014: Synthesis Report*. Geneva: IPCC.

Jaagus, J., Aasa, A., Aniskevich, S. *et al.* (2022). Long-term changes in drought indices in eastern and central Europe. *International Journal of Climatology*, 42: 225–249.

Jaagus, J., Briede, A., Rimkus, E., & Sepp, M. (2018). Changes in precipitation regime in the Baltic countries in 1966–2015. *Theoretical and Applied Climatology*, 131: 433–443.

Jaagus, J., & Mändla, K. (2014). Climate change scenarios for Estonia based on climate models from the IPCC fourth assessment report. *Estonian Journal of Earth Sciences*, 63: 166–180.



- Johnson, D. M., Berry, Z. C., Baker, K. V., Smith, D. D., McCulloh, K. A., & Domec, J. (2018). Leaf hydraulic parameters are more plastic in species that experience a wider range of leaf water potentials. *Functional Ecology*, 32: 894–903.
- Joseph, J., Luster, J., Bottero, A. *et al.* (2021). Effects of drought on nitrogen uptake and carbon dynamics in trees. *Tree Physiology*, 41: 927–943.
- Kangur, O., Kupper, P., & Sellin, A. (2017). Predawn disequilibrium between soil and plant water potentials in light of climate trends predicted for northern Europe. *Regional Environmental Change*, 17: 2159–2168.
- Kangur, O., Steppe, K., Schreel, J. D. M., von der Crone, J. S., & Sellin, A. (2021). Variation in nocturnal stomatal conductance and development of predawn disequilibrium between soil and leaf water potentials in nine temperate deciduous tree species. *Functional Plant Biology*, 48: 483–492.
- Kangur, O., Tullus, A., & Sellin, A. (2020). Night-time transpiration, predawn hydraulic conductance and water potential disequilibrium in hybrid aspen coppice. *Trees - Structure and Function*, 34: 133–141.
- Klein, T. (2014). The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. *Functional Ecology*, 28: 1313–1320.
- Kupper, P., Ivanova, H., Söber, A., Rohula-Okunev, G., & Sellin, A. (2018). Night and daytime water relations in five fast-growing tree species: Effects of environmental and endogenous variables. *Ecohydrology*, 11: e1927.
- Kupper, P., Rohula-Okunev, G., Sell, M., Kangur, O., & Sellin, A. (2020). Effects of air humidity and soil nitrogen source on diurnal water flux in hybrid aspen and silver birch. *Acta Horticulturae*, 1300: 153–160.
- Kupper, P., Söber, J., Sellin, A. *et al.* (2011). An experimental facility for free air humidity manipulation (FAHM) can alter water flux through deciduous tree canopy. *Environmental and Experimental Botany*, 72: 432–438.
- Lambers, H., Chapin, F. S., & Pons, T. L. (2008). *Plant physiological ecology*. New York: Springer.

Larcher, W. (2003). *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups*. Berlin: Springer.

Loewe-Muñoz, V., del Río, R., Delard, C., & Balzarini, M. (2021). Short-term stem diameter variations in irrigated and non-irrigated stone pine (*Pinus pinea* L.) trees in a xeric non-native environment. *Annals of Forest Science*, 78: 99.

Luhamaa, A., Kallis, A., Mändla, K., Männik, A., Pedusaar, T., & Rosin, K. (2015). *Eesti tuleviku kliimastenaariumid aastani 2100*. Tallinn: Keskkonnaagentuur.

Luo, D., Wang, C., & Jin, Y. (2017). Plant water-regulation strategies: Isohydic versus anisohydic behavior. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41: 1020–1032.

Lösch, R. (1979). Responses of stomata to environmental factors-experiments with isolated epidermal strips of polypodium vulgare - II. leaf bulk water potential, air humidity, and temperature. *Oecologia*, 39: 229–238.

Maier-Maercker, U. (1998). Dynamics of change in stomatal response and water status of picea abies during a persistent drought period: A contribution to the traditional view of plant water relations. *Tree Physiology*, 18: 211–222.

Martínez-Vilalta, J., Poyatos, R., Aguadé, D., Retana, J., & Mencuccini, M. (2014). A new look at water transport regulation in plants. *New Phytologist*, 204: 105–115.

McQuillan, K. A., Tulbure, M. G., & Martin, K. L. (2022). Forest water use is increasingly decoupled from water availability even during severe drought. *Landscape Ecology*. <https://doi.org/10.1007/s10980-022-01425-9>.

Mencuccini, M. (2003). The ecological significance of long-distance water transport: Short-term regulation, long-term acclimation and the hydraulic costs of stature across plant life forms. *Plant, Cell and Environment*, 26: 163–182.

Morison, J. I. L. (2001). Increasing atmospheric CO<sub>2</sub> and stomata. *New Phytologist*, 149: 154–156.

Mätlik, O. & Post, P. (2008). Synoptic weather types that have caused heavy precipitation in Estonia in the period 1961–2005. *Estonian Journal of Engineering*, 14: 195–208.

Nooraei Beidokhti, A., & Moore, T. L. (2021). The effects of precipitation, tree phenology, leaf area index, and bark characteristics on throughfall rates by urban trees: A meta-data analysis. *Urban Forestry and Urban Greening*, 60: 127052.

Oksanen, E., Lihavainen, J., Keinänen, M., Keski-Saari, S., Kontunen-Soppela, S., Sellin, A., & Söber, A. (2019). Northern forest trees under increasing atmospheric humidity. *Progress in Botany*, 80, 317–336.

Passioura, J. B. (2010). *Plant–Water Relations*. Chichester: John Wiley & Sons, Ltd.

Resco de Dios, V., Chowdhury, F. I., Granda, E., Yao, Y., & Tissue, D. T. (2019). Assessing the potential functions of nocturnal stomatal conductance in C3 and C4 plants. *New Phytologist*, 223: 1696–1706.

Rosenvald, K., Lõhmus, K., Kukumägi, M., Ostonen, I., Kaasik, A., Tullus, T., & Tullus, A. (2021). The initial overreaction of carbon cycle to elevated atmospheric humidity levels off over time - a FAHM study in a young birch forest. *Science of the Total Environment*, 796: 0048–9697.

Ruosteenoja, K., & Räisänen, P. (2013). Seasonal changes in solar radiation and relative humidity in Europe in response to global warming. *Journal of Climate*, 26: 2467–2481.

Russak, V. (2009). Changes in solar radiation and their influence on temperature trend in Estonia (1955–2007). *Journal of Geophysical Research Atmospheres*, 114: D00D01.

Sack, L., Tyree, M. T., & Holbrook, N. M. (2005). Leaf hydraulic architecture correlates with regeneration irradiance in tropical rainforest trees. *New Phytologist*, 167: 403–413.

Sade, N., Gebremedhin, A., & Moshelion, M. (2012). Risk-taking plants: anisohydric behavior as a stress-resistance trait. *Plant Signaling & Behavior*, 7: 767–770.

Scoccimarro, E., Villarini, G., Vichi, M., Zampieri, M., Fogli, P. G., Bellucci, A., & Gualdi, S. (2015). Projected changes in intense precipitation over Europe at the daily and subdaily time scales. *Journal of Climate*, 28: 6193–6203.

Sellin, A. (1996). Base water potential of *Picea abies* as a characteristic of the soil water status. *Plant and Soil*, 184: 273–280.

- Sellin, A. (1998). The dependence of water potential in shoots of *Picea abies* on air and soil water status. *Annales Geophysicae*, 16: 470–476.
- Sellin, A. (2001). Hydraulic and stomatal adjustment of norway spruce trees to environmental stress. *Tree Physiology*, 21: 879–888.
- Sellin, A., Alber, M., Jasińska, A. K., & Rosenvald, K. (2022). Adjustment of leaf anatomical and hydraulic traits across vertical canopy profiles of young broadleaved forest stands. *Trees - Structure and Function*, 36: 67–80.
- Sellin, A., Alber, M., Keinänen, M. *et al.* (2017a). Growth of northern deciduous trees under increasing atmospheric humidity: Possible mechanisms behind the growth retardation. *Regional Environmental Change*, 17: 2135–2148.
- Sellin, A., Alber, M., & Kupper, P. (2017b). Increasing air humidity influences hydraulic efficiency but not functional vulnerability of xylem in hybrid aspen. *Journal of Plant Physiology*, 219: 28–36.
- Sellin, A., & Kupper, P. (2005). Variation in leaf conductance of silver birch: Effects of irradiance, vapour pressure deficit, leaf water status and position within a crown. *Forest Ecology and Management*, 206: 153–166.
- Sellin, A., & Kupper, P. (2007). Temperature, light and leaf hydraulic conductance of little-leaf linden (*Tilia cordata*) in a mixed forest canopy. *Tree Physiology*, 27: 679–688.
- Sellin A., Niglas A., Õunapuu E., & Karusion A. (2013). Impact of phloem girdling on leaf gas exchange and hydraulic conductance in hybrid aspen. *Biologia Plantarum* 57: 531–539.
- Sellin, A., Niglas, A., Õunapuu-Pikas, E., & Kupper, P. (2014). Rapid and long-term effects of water deficit on gas exchange and hydraulic conductance of silver birch trees grown under varying atmospheric humidity. *BMC Plant Biology*, 14: 72.
- Sellin, A., Taneda, H., & Alber, M. (2019). Leaf structural and hydraulic adjustment with respect to air humidity and canopy position in silver birch (*Betula pendula*). *Journal of Plant Research*, 132: 369–381.
- Sellin, A., Õunapuu, E., & Kupper, P. (2008). Effects of light intensity and duration on leaf hydraulic conductance and distribution of resistance in shoots of silver birch (*Betula pendula*). *Physiologia Plantarum*, 134: 412–420.

- Silim, S., Nash, R., Reynard, D., White, B., & Schroeder, W. (2009). Leaf gas exchange and water potential responses to drought in nine poplar (*Populus* spp.) clones with contrasting drought tolerance. *Trees - Structure and Function*, 23: 959–969.
- Sjöman, H., Levinsson, A., Emilsson, T., Ibrahimova, A., Alizade, V., Douglas, P., & Wiström, B. (2021). Evaluation of alnus subcordata for urban environments through assessment of drought and flooding tolerance. *Dendrobiology*, 85: 39–50.
- Sperry, J. S., Hacke, U. G., Oren, R., & Comstock, J. P. (2002). Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. *Plant, Cell and Environment*, 25: 251–263.
- Tammets, T. (2007). Distribution of extreme wet and dry days in Estonia in last 50 years. *Estonian Journal of Engineering*, 13: 252–259.
- Taneda, H., & Sperry, J. S. (2008). A case-study of water transport in co-occurring ring- versus diffuse-porous trees: Contrasts in water-status, conducting capacity, cavitation and vessel refilling. *Tree Physiology*, 28: 1641–1651.
- Trenberth, K. E., Dai, A., Rasmussen, R. M., & Parsons, D. B. (2003). The changing character of precipitation. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 84: 1205–1217.
- Tullus, A., Rosenvald, K., Lutter, R., Kaasik, A., Kupper, P., & Sellin, A. (2020). Coppicing improves the growth response of short-rotation hybrid aspen to elevated atmospheric humidity. *Forest Ecology and Management*, 459: 0378–1127.
- Tuzet, A., Perrier, A., & Leuning, R. (2003). A coupled model of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration. *Plant, Cell and Environment*, 26: 1097–1116.
- Tyree, M. T., Nardini, A., Salleo, S., Sack, L., & El Omari, B. (2005). The dependence of leaf hydraulic conductance on irradiance during HPFM measurements: Any role for stomatal response? *Journal of Experimental Botany*, 56: 737–744.
- Urban, J., Ingwers, M., McGuire, M. A., & Teskey, R. O. (2017). Stomatal conductance increases with rising temperature. *Plant Signaling and Behavior*, 12: e1356534.
- Vicente-Serrano, S. M., Nieto, R., Gimeno, L. *et al.* (2018). Recent changes of relative humidity: Regional connections with land and ocean processes. *Earth System Dynamics*, 9: 915–937.

Von Arx, G., Dobbertin, M., & Rebetez M. (2012) Spatio-temporal effects of forest canopy on understory microclimate in a long-term experiment in Switzerland. *Agricultural and Forest Meteorology*, 166–167: 144–155.

Wankmüller, F. J. P., & Carminati, A. (2021). Stomatal regulation prevents plants from critical water potentials during drought: Result of a model linking soil–plant hydraulics to abscisic acid dynamics. *Ecohydrology*: e2386. <https://doi.org/10.1002/eco.2386>.

Willmer, C. M. (1988). Stomatal sensing of the environment. *Biological Journal of the Linnean Society*, 34: 205–217.

Woodruff, D. R., Meinzer, F. C., Lachenbruch, B., & Johnson, D. M. (2009). Coordination of leaf structure and gas exchange along a height gradient in a tall conifer. *Tree Physiology*, 29: 261–272.

Õunapuu-Pikas, E., Venisse, J., Label, P., & Sellin, A. (2022). Leaf and branch hydraulic plasticity of two light-demanding broadleaved tree species differing in water-use strategy. *Forests*, 13: 594.

Xiao, M., Yu, Z., Kong, D. *et al.* (2020). Stomatal response to decreased relative humidity constrains the acceleration of terrestrial evapotranspiration. *Environmental Research Letters*, 15: 094066.

Xu, Z., Jiang, Y., Jia, B., & Zhou, G. (2016). Elevated-CO<sub>2</sub> response of stomata and its dependence on environmental factors. *Frontiers in Plant Science*, 7: 657.

Yu, Q., Xu, S., Wang, J., & Lee, X. (2007). Influence of leaf water potential on diurnal changes in CO<sub>2</sub> and water vapour fluxes. *Boundary-Layer Meteorology*, 124: 161–181.

### **Kasutatud internetiallikad**

Keskonnaagentuur (2021). Suvi 2021. Vaadatud 13.05.2022  
<https://storymaps.arcgis.com/stories/8bc2e0cbf0944eccb5802deefd4d782f>

## **Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks**

Mina, Ilona Tamm,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose  
"Mulla- ja õhuniiskuse muutuste mõju arukase (Betula pendula Roth) lehtede  
veepotentsiaali päevasele dünaamikale,"  
  
mille juhendaja on professor Arne Sellin,  
  
reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada digitaalarhiivi DSpace  
kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
2. Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks  
Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace kaudu Creative  
Commonsi litsentsiga CC BY NC ND 4.0, mis lubab autorile viidates teost  
reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja  
kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
3. Olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
4. Kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega  
isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

*Ilona Tamm*

**26.05.2022**